

## FACTEURS BIOLOGIQUES ET STRUCTURAUX DE L'INVASION DE LA LIANE *MERREMIA PELTATA* DANS LES HABITATS FORESTIERS DE MAYOTTE

Jacques TASSIN<sup>1</sup> & Alexandre LAIZÉ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> UPR BSEF, CIRAD. Campus International de Baillarguet. 34398 Montpellier Cedex 5. E-mail: jacques.tassin@cirad.fr

<sup>2</sup> ONF. Agence de Mayotte. 16 Lotissement Coconi 1. 97670 Ouangani, Mayotte. E-mail: alexandre.laize@onf.fr

**SUMMARY.**— *Biological and structural factors of the invading vine Merremia peltata in forested habitats in Mayotte.*— Lianas are hyperdynamic elements of tropical vegetation that strongly react to changes in forest structure. In Mayotte (Western Indian Ocean), the indigenous vine *Merremia peltata* (Convolvulaceae) greatly expanded its range in recent decades and sometimes causes the collapse of the forest canopy. Surveys were conducted in 52 4 m-radius plots arranged in Voundzé forest and Bénara Monts Departmental Forest, along an ecological gradient of invasion of *M. peltata* from free to very strongly invaded areas. The propagation modes of the liana, the vertical structure of forest stands, but also topographic parameters, were identified and quantified. No plantlet resulting from germination was observed. The creeping stems, present in high density (1.9 stems / m) were systematically layered in the ground. A set of 37 native plant species have been recorded as supports, the most common one being *Grisollea myrianthea*. From the primary host, which has an average diameter of  $6.0 \pm 4.9$  cm at 1.30 m above ground, the creeper joins another support remote of a mean distance of 97 cm. The index of colonization and the index of forest structure which were used, which sum the rate of vegetation cover at different heights, were negatively correlated ( $n = 52$ , Pearson coefficient  $r = -0.319$ ,  $P < 0.05$ ). Natural forests, which show a complex vertical structure, were actually less colonized than secondary forests, which have a poorer vertical structure. The negative correlation between the same index of colonization and altitude ( $n = 35$ , Pearson coefficient  $r = -0.439$ ,  $P < 0.05$ ) is interpreted as a relationship confused with the previous, as natural forests are located at altitude unlike secondary forests. The colonization of forest ecosystems by *M. peltata* is facilitated by a high aptitude for vegetative propagation, coupled with higher propensity of secondary forests to be colonized by lianas. Uncertainty remains about the future of the sites where this vine has led to the collapse of forest stands. However, only new ecosystems mixing indigenous and alien species, are expected to emerge.

**RÉSUMÉ.**— Les lianes sont en général des éléments hyperdynamiques de la végétation tropicale qui réagissent fortement aux changements de structure des peuplements. À Mayotte (océan Indien occidental), la liane indigène *Merremia peltata* (Convolvulaceae) a fortement étendu son aire de répartition depuis quelques décennies et provoque parfois l'effondrement de la canopée forestière. Des relevés ont été assurés dans 52 placettes circulaires de 4 m de rayon disposées au sein de la forêt domaniale de Voundzé et de la forêt départementale des Monts Bénara, et recouvrant un gradient écologique d'enlèvement à *M. peltata*, depuis des zones indemnes jusqu'à des situations localement très fortement enlignées. Les modes de propagation de la liane, la structure verticale des peuplements forestiers, mais aussi des paramètres d'ordre topographique y ont été relevés et quantifiés. Aucune plantule issue de reproduction sexuée n'a été observée. En revanche, les tiges rampantes, dont l'abondance est traduite par une densité s'élevant à 1,9 points d'interception par mètre linéaire, se révèlent systématiquement marcottées au sol. Un ensemble de 37 espèces végétales indigènes ont été recensées comme pouvant servir de support à cette liane, la plus fréquente étant *Grisollea myrianthea*. À partir de l'hôte primaire, dont le diamètre moyen et l'écart-type à 1,30 m sont de 6,0 et 4,9 cm, la liane rejoint un autre support en moyenne éloigné de 97 cm. L'indice d'enlèvement et l'indice de structure forestière que nous avons utilisés, sommant les taux de recouvrement selon diverses strates de végétation, se sont révélés négativement corrélés ( $n = 52$ , coefficient de corrélation linéaire de Pearson  $r = -0.319$ ,  $P < 0.05$ ). Les faciès de forêts dites naturelles, à structure verticale complexe, étaient de fait moins enlignées que les faciès relevant de forêts secondaires, à structure verticale plus lâche. La corrélation négative observée entre le même indice d'enlèvement et l'altitude ( $n = 35$ , coefficient de corrélation linéaire de Pearson  $r = -0.439$ ,  $P < 0.05$ ) s'interprète comme une relation se confondant avec la précédente, les forêts naturelles étant situées en altitude, contrairement aux forêts secondaires. L'enlèvement des écosystèmes forestiers par *M. peltata* est donc facilité par une aptitude élevée à la propagation végétative, conjuguée à une plus forte propension des forêts secondaires à être colonisées. L'incertitude demeure quant au devenir des sites où cette liane a entraîné l'effondrement des peuplements forestiers. Seuls des écosystèmes inédits mêlés d'essences allogènes semblent pouvoir en émerger.

Les lianes non autoportantes se caractérisent généralement par un faible investissement caulinair comparativement à un fort investissement foliaire et floral, qui leur confèrent une expansion spatiale singulière favorisée par une croissance performante et en font des éléments hyperdynamiques de la canopée des forêts tropicales (Hladik, 1974 ; Phillips *et al.*, 2005). Elles sont plus communes et plus densément présentes au sein des écosystèmes forestiers hétérogènes et clairs, conditions caractéristiques des milieux perturbés (Baars *et al.*, 1998). Selon Caballé (1984a), le peuplement de lianes peut de ce fait être considéré en un lieu donné comme le réactif le plus sensible à l'hétérogénéité du couvert forestier et à ses phases de reconstitution après chablis.

Dans les trois dernières décennies, les lianes ont vu leur densité, leur taille, leur productivité foliaire et leur fécondité s'accroître dans l'ensemble des forêts néotropicales, vraisemblablement en réponse au réchauffement climatique mais aussi, et sans doute surtout, à l'accroissement des perturbations anthropiques (Phillips *et al.*, 2002 ; van der Heijden & Phillips, 2008 ; Schnitzer & Bongers, 2011). Dans les forêts d'Amérique du Sud notamment, l'effet des changements de structure sur le succès de l'enliement apparaît clairement supérieur à celui des changements climatiques (Schnitzer & Bongers, 2011).

L'ouverture soudaine du milieu, générée par une perturbation naturelle (mouvement de terrain ou cyclone) ou anthropique (défrichement, feu), se traduit par un surcroît d'éclairement et d'hétérogénéité structurale favorisant le développement des lianes. L'intensité de la perturbation apparaît ainsi comme un facteur favorable aux invasions de lianes, comme par exemple *Vincetoxicum rossicum* dans l'État de New York (Averill *et al.*, 2010) ou *Passiflora tarminiana* à Hawaii (Friday *et al.*, 2008). Un enliement inhabituel et massif peut dès lors s'interpréter comme résultant d'une rupture d'équilibre dynamique consécutive à une perturbation (Caballé, 1984b). Aussi les forêts dites secondaires abritent-elles une proportion plus élevée de lianes que les forêts plus anciennes, dites primaires (Schnitzer & Bongers, 2011).

Dans un tel contexte de changement environnemental lié aux activités humaines et de mise à disposition de nouvelles ressources, la dominance soudaine d'une liane, même indigène, peut alors être assimilée à une invasion biologique (Valéry *et al.*, 2008). Au plan biologique, le caractère invasif d'une espèce, ou plus exactement d'une population, ne saurait en effet dépendre uniquement de son statut biogéographique, indigène *vs* allogène (Valéry *et al.*, 2009). La liane indigène *Merremia peltata* (L.) Merr. (Convolvulacées) constitue à ce titre un modèle biologique intéressant pour étudier les espèces invasives au-delà des espèces allogènes plus traditionnellement étudiées dans cette même région (Kueffer *et al.*, 2004 ; Kull *et al.*, 2008).

Cette liane fait l'objet d'une controverse actuelle à Mayotte. Comme les autres lianes indigènes, elle est en effet plutôt considérée d'une part comme nécessaire à la régénération forestière (Caballé, 1984b ; Schnitzer & Bongers, 2005), mais d'autre part comme problématique à l'égard de cette dernière dans la mesure où elle tend à étouffer la canopée forestière (Attibou & Lesur, 2014). Parallèlement à la mise en place de placettes permanentes permettant de suivre la dynamique et l'impact environnemental de la liane, il paraissait judicieux de clarifier les facteurs favorables à son extension spatiale.

En particulier, il semblait opportun (i) de vérifier si la propagation de *M. peltata* se réalisait préférentiellement en canopée, comme le présument les forestiers locaux, (ii) d'analyser le rôle vraisemblable de la forêt secondaire dans l'extension de cette liane à l'échelle du paysage, (iii) d'évaluer le rôle pressenti de l'hétérogénéité du couvert dans le développement de la liane (Caballé, 1984b), et (iv) de tester l'hypothèse selon laquelle le niveau d'enliement était positivement corrélé à la pente, celle-ci apparaissant comme un facteur prédisposant des invasions de lianes (West *et al.*, 2010).

*M. peltata* n'avait jusqu'alors jamais fait l'objet d'aucune étude scientifique spécifique à Mayotte, à l'exception d'une évaluation des surfaces qu'elle recouvre ou dont elle provoque l'effondrement, dans le cadre d'une analyse d'images Lidar (Dupuy *et al.*, 2013) et d'une étude plus récente dont une partie des résultats est ici présentée (Tassin, 2014). L'objectif spécifique de

cet article est de préciser les conditions prédisposant certains espaces forestiers mahorais à être fortement colonisés par la liane *M. peltata*. Nous nous sommes intéressés (i) aux prédispositions biologiques, et (ii) aux facteurs structuraux qui, à diverses échelles, facilitent cette expansion.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### DESCRIPTION ET STATUT BIOGÉOGRAPHIQUE DE LA LIANE

La liane *M. peltata* peut se développer en canopée jusqu'à 20 m au-dessus du sol (Paynter, 2006). Les tiges, qui contiennent un latex blanc assez aqueux, peuvent atteindre 30 m et plus, se tressant parfois d'elles-mêmes à leurs extrémités. Les feuilles adultes, glabres, sont orbiculaires, légèrement moins longues que larges, et mesurent en moyenne 20,8 cm sur 20,2 cm pour celles exposées en pleine lumière (Tassin, 2014). Elles sont peltées, échancrées à la base, de forme d'abord cordée, puis dont le limbe devient plutôt réniforme et acuminé. Elles présentent de 23 à 27 nervures, ont un diamètre moyen de 20,0 cm qui peut atteindre 30,0 cm, pour une surface moyenne d'environ 280 cm<sup>2</sup> (Tassin, 2014). Cette surface foliaire élevée représente vraisemblablement l'un des facteurs d'invasivité de la liane, les lianes invasives présentant une surface foliaire plus élevée que pour les lianes non invasives (Osunkoya *et al.*, 2014). Le pétiole, dont l'insertion sur la tige est alterne, renferme également un latex blanc. L'entre-nœud mesure de 5 à 15 cm.

La floraison se manifeste plutôt dans la partie sommitale des tiges, à plusieurs mètres au-dessus du sol, laissant supposer une induction florale positivement corrélée à la luminosité. Les fleurs observées à Mayotte sont invariablement blanches, à corolle étalée, en entonnoir, disposées sur des inflorescences axillaires corymbiformes longues de 40 cm. Les sépales font environ 20 mm de long, et la corolle mesure de 5 à 7 cm de diamètre. La floraison s'étend à peu près toute l'année, avec cependant un pic entre mai et septembre. Les fruits sont des capsules d'environ 15 mm de long s'ouvrant en quatre valves qui contiennent chacune quatre graines brunes et poilues.

Kueffer *et al.* (2004) tiennent *M. peltata* pour allogène aux Seychelles alors que Gerlach (1994) l'y considère comme probablement indigène du fait de sa répartition commune à Madagascar, aux îles Mascareignes et aux Seychelles. Fleischmann (1997) l'envisage comme potentiellement invasive à Silhouette où elle est présente, mais sans semble-t-il s'intéresser à son statut. À Mayotte, cette même liane est en revanche considérée comme indigène (Conservatoire Botanique de Mascarin, 2011). Elle n'en a pas moins, dans les faits, étendu son aire de répartition depuis quelques décennies et occasionne des changements manifestes dans la végétation forestière qu'elle colonise vigoureusement (Attibou & Lesur, 2014).

### PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Nous avons assuré des relevés au sein de 52 placettes positionnées dans la forêt domaniale de Voundzé et la forêt départementale des Monts Bénara, qui relèvent toutes deux de l'ancienne Réserve forestière du Bénara, le long d'un gradient d'enlèvement à *M. peltata* allant de sites très faiblement à très fortement enliantés (Fig. 1). Les échanges préalables que nous avons eus avec le personnel de l'Office National des Forêts et du Service des Ressources Forestières du Département de Mayotte nous ont confortés dans ce choix de placettes qui permet de couvrir du mieux possible la diversité des situations d'invasion de *M. peltata* telles qu'on les rencontre dans les forêts de Mayotte.

Ces placettes circulaires de 4 m de rayon ont été réparties entre 275 et 586 m d'altitude (médiane de 392 m), en fonction des conditions d'accessibilité des sites, et en investiguant préférentiellement les zones les plus fortement enliantées (Fig. 2). Douze d'entre elles ont notamment été placées dans des sites relevant de forêts localement qualifiées de naturelles selon les critères de Pascal (2002), essentiellement situées en zone de crête. Parmi celles-ci, six ont été placées au sein de peuplements où *M. peltata* était absente, ceci afin d'inclure des situations de référence indemnes de l'invasion considérée, et d'investiguer une première extrémité de ce gradient écologique. À l'opposé du même gradient, deux placettes ont été positionnées dans des zones où l'enlèvement avait conduit à l'effondrement de la canopée.

### MÉTHODES DE RELEVÉS

Conformément aux objectifs de cette étude, les formulaires de recueil de données ont essentiellement porté sur (i) les modes de propagation de la liane, (ii) la caractérisation de la structure verticale des peuplements forestiers à l'échelle de la placette considérée, (iii) et des paramètres d'ordre topographique.

Au sein de chaque placette, la présence éventuelle de jeunes plantules de *M. peltata* a été relevée et, chaque fois, a donné lieu à une observation complémentaire de manière à établir si elles résultaient d'une multiplication sexuée ou végétative. Parallèlement, la présence ou l'absence de marcottes au sol a été notée.

La densité linéaire de tiges courant à la surface du sol a été évaluée le long d'un transect linéaire de 5 m disposé de manière aléatoire au sein de la placette. Les points d'interception entre les tiges au sol et la ligne représentée par un décimètre déroulé sur 5 m ont été dès lors dénombrés. La densité linéaire de ces points d'interception en a été déduite. Les points de marcottage au sol ont été observés et la présence éventuelle d'un tubercule a été recherchée lorsque les conditions semblaient favorables (tiges de fort diamètre, sol meuble et léger).



Figure 1.— Emplacement de la zone d'étude : forêt domaniale de Voundzé et forêt départementale des Monts Bénara.

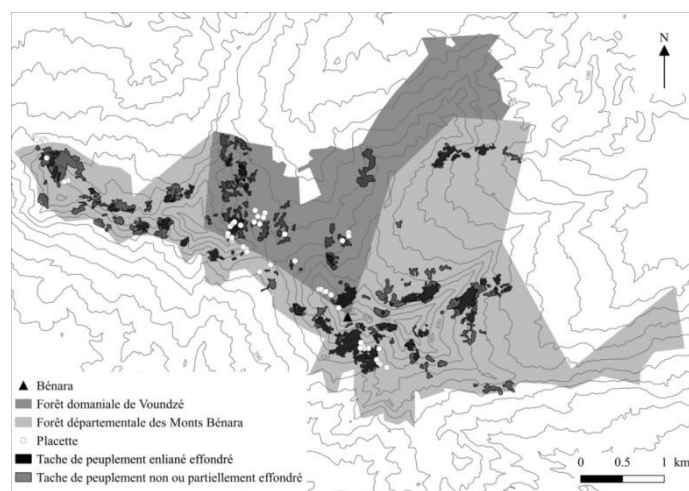


Figure 2.— Distribution spatiale des placettes d'étude, délimitation de deux forêts investiguées, et positionnement des taches de fort enliement avec effondrement total (en noir), ou sans effondrement total de la canopée (en gris).

Dans chaque placette, la distance maximale franchie au-dessus du sol par la liane, en passant d'un hôte primaire (c'est-à-dire sur lequel la liane s'est enroulée en premier) à un hôte secondaire (sur lequel la liane s'est enroulée en quittant son support primaire), a été mesurée. De plus, les espèces supports ont été identifiées.

Les relevés relatifs à la caractérisation de la structure des peuplements ont visé à établir deux indices :

- un indice d'enliement à *M. peltata*, correspondant à la somme des médianes des bornes des classes (0 : absence ; 1 : < 5 % ; 2 : 5-25 % ; 3 : 25-50 % ; 4 : 50-75 % ; 5 : > 75 %) de recouvrement de cette même liane, estimées selon une progression logarithmique dans le sens de la hauteur (moins d'1 m de haut, de 1 à 2 m, de 2 à 4 m, de 4 à 8 m, de 8 à 16 m, plus de 16 m), conformément à une approche proposée par Prodon & Lebreton (1981) ; cet indice d'enliement est mis en vis-à-vis avec un indice de structure verticale du peuplement, établi de la même manière mais intégrant cette fois le reste de la végétation ;

- le diamètre du plus gros individu de *M. peltata*, mesuré à 1,30 m et au niveau du sol, conformément aux préconisations de Gerwing *et al.* (2006) ; le coefficient d'effilement, correspondant au rapport des diamètres à ces deux hauteurs et permettant de rendre compte de la résistance du « câble de traction » que la liane représente depuis le sol, a alors été établi.

En outre, sur chaque placette, en nous basant sur l'abondance ou la rareté des espèces pionnières indigènes (ex : *Aphloia theiformis*, *Nuxia pseudodontata*) et des espèces exotiques (ex : *Adenanthera pavonina*, *Litsea glutinosa*, *Mangifera indica*), nous avons distingué les placettes de forêt secondaire (n = 40) des placettes de forêt naturelle (n = 12).

La pente et l'altitude ont été mesurées comme variables topographiques. Des observations paysagères qualitatives complémentaires ont été conduites de manière à identifier d'éventuelles constantes dans la structuration paysagère des zones fortement enliées. En particulier, nous avons observé les zones pour lesquelles l'effondrement de la canopée se manifestait sur plusieurs ares, parfois plusieurs dizaines d'ares. Nous avons alors observé le profil topographique et positionné la zone d'effondrement sur celui-ci. Nous avons également interrogé des informateurs locaux sur des occupations agricoles anciennes.

Les analyses statistiques ont consisté en des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et en l'analyse de corrélations dont la significativité a été testée en recourant à l'ajustement de Bonferroni. Une régression linéaire a été établie entre le diamètre à 1,30 m et le diamètre au sol de la liane *Merremia peltata* la plus grosse. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel SYSTAT.

## RÉSULTATS

### MODES DE PROPAGATION

Aucune plantule issue de germination n'a été observée au sein des 52 placettes. En revanche, toutes les placettes présentaient des points de marcottage au sol, généralement différenciés sur des tiges d'environ 10 mm de diamètre. Une paire de feuilles juvéniles a été parfois observée au niveau de la marcotte, mais semblait le plus souvent être amenée à dépérir par la suite. Les tiges rampantes s'étendaient au sol sur une quinzaine de mètres, voire davantage, avant de se fixer à un hôte.

### POINTS DE FIXATION

Les relevés assurés selon un transect linéaire de 5 m dans chaque placette ont révélé une densité moyenne au sol de 1,9 rameaux de *M. peltata* par mètre linéaire, pour un écart-type de 1,7. La valeur maximale observée était de 6,8 rameaux au sol par mètre linéaire.

Nous avons identifié 37 essences indigènes et 3 essences allogènes servant d'hôtes primaires à *M. peltata*. Les supports les plus fréquents étaient, par ordre de fréquence décroissante, *Grisollea myrianthea* Baill. (28,9 % des 46 placettes), *Peponidium venulosum* (Boivin ex Baill.) Razafim. (15,6 %), et dans une moindre mesure, *Ixora cremixora* Drake, *Cremaspora triflora* (Thonn.) K. Schum., *Brexia madagascariensis* (Lam.) Ker Gawl. et *Saba comorensis* (Bojer) Pichon (13,3 % pour chacune de ces quatre espèces).

Au sein des 52 placettes étudiées, le saut maximum observé d'un support primaire à un support secondaire, était en moyenne de 97 cm pour un écart-type de 45 cm (52 observations), avec une valeur maximum observée de 254 cm. Cette capacité à s'étendre d'un hôte à l'autre apparaissait beaucoup plus intensément mobilisée au sein de la canopée. Nos observations ont révélé que l'enliement procédait ainsi en marches d'escalier au sein de la canopée, en se poursuivant d'un arbre à un autre.

Le diamètre moyen des tiges autour desquelles la liane *M. peltata* parvient à s'enrouler était, au point d'enroulement premier considéré, de 4,3 cm pour un écart-type de 2,5 cm (52 observations), avec une valeur moyenne maximale observée de 11,1 cm. La valeur maximale du diamètre de l'hôte au point d'enroulement au sein de chaque placette atteignait en moyenne  $6,0 \pm 4,9$  cm, avec une valeur maximum observée de 20,0 cm (Fig. 3). L'enroulement apparaissait donc facilité par l'abondance de tiges ligneuses de faible dimension, ce qui s'observait alors plus fréquemment en forêt secondaire.

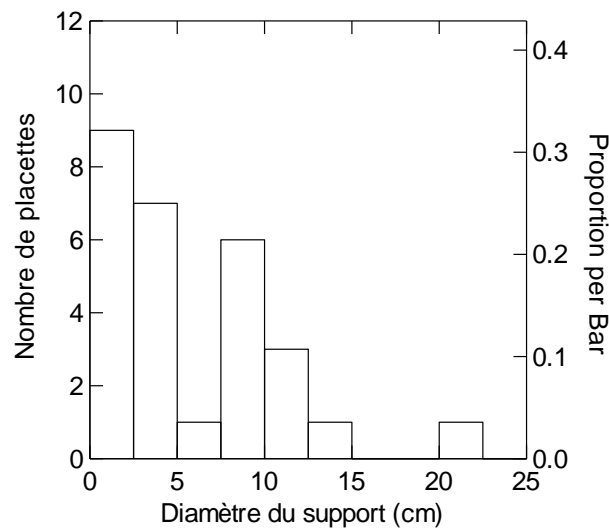


Figure 3.— Distribution des diamètres (cm) maximum des tiges autour desquelles s'enroule *Merremia peltata*.

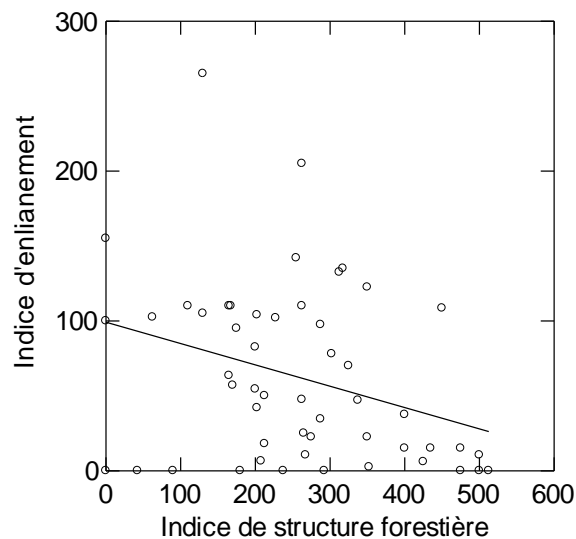


Figure 4.— Relation entre l'indice d'enliement par *Merremia peltata* et l'indice de structure forestière verticale à l'échelle de la placette ( $r = -0,319$ ,  $P < 0,05$ ). Les deux indices correspondent à des sommes de pourcentage de recouvrement à diverses hauteurs choisies selon une progression logarithmique.

Le diamètre maximal de la liane à 1,30 m s'est montré très fortement corrélé à celui de la même liane au sol, le coefficient de corrélation linéaire de Pearson entre ces deux variables étant de 0,942 ( $P < 0,05$ ). Cela a permis d'obtenir par régression linéaire la relation suivante :  $DM_{sol} (cm) = 1,0551 * DM_{1,30m} (cm) + 0,4495$ . Le coefficient d'effilement entre ces deux hauteurs est donc de  $1/1,0551 = 0,947$ .

Nous n'avons observé aucun tubercule au sein des placettes.

#### STRUCTURE DU PEUPEMENT ENLIANÉ

L'ANOVA révèle que les sites relevant des forêts dites naturelles avaient un indice de structure verticale significativement plus élevé que les forêts secondaires (F-ratio = 6,80 ;  $P = 0,014$ ). Parallèlement, l'ANOVA a montré que l'indice d'enliement à *M. peltata* était significativement moins élevé dans les forêts naturelles ou semi-naturelles que dans les forêts secondaires (F-ratio = 8,293 ;  $P = 0,006$ ).

À l'échelle du peuplement, comme le représente la figure 4, les faciès forestiers présentant la structure verticale la plus complexe étaient globalement moins enliantés par *M. peltata* que ne l'étaient les faciès dont la structure verticale demeurerait non homogène, certaines strates étant alors peu représentées par rapport aux autres. L'indice d'enliement et l'indice de structure forestière auxquels nous avons recouru étaient en effet inversement et significativement corrélés ( $n = 52$ , coefficient de corrélation linéaire de Pearson  $r = -0,319$ ,  $P < 0,05$ ).

#### FACTEURS PAYSAGERS DE L'ENLIEMENT

On observe une corrélation négative significative entre l'altitude et le niveau d'enliement de la placette par *M. peltata* ( $n = 35$ , coefficient de corrélation linéaire de Pearson  $r = -0,439$ ,  $P < 0,05$ ) (Fig. 5a). La variation de l'indice de l'enliement avec la pente suivait globalement une relation linéaire décroissante ( $n = 37$ , coefficient de corrélation linéaire de Pearson  $r = -0,392$  ;  $P < 0,05$ ) (Fig. 5b). Toutefois, les observations sur le terrain, conformes à ce que laisse également apparaître la figure 5b, ont mis en évidence un surcroît brutal d'enliement à *M. peltata* pour des pentes comprises entre 20 et 30 %, dans des zones anciennement mises en valeur agricole, mais aussi entre 45 et 65 % dans des forêts naturelles. Dans nos placettes, pour des pentes comprises entre 55 et 65 %, la partie effondrée atteignait en moyenne 75 % de la canopée (Fig. 5b). Les zones de canopée totalement effondrée sur plusieurs ares, que nous avons observées en complément des relevés précédents, présentaient quant à elles une pente comprise entre 45 et 65 %. La lecture paysagère des situations observées laisse à penser que la colonisation de la liane progresse depuis des vallons préalablement cultivés puis laissés en friche forestière, en direction des zones d'altitude plus élevée, avec une colonisation plus rapide et plus abondante sur les zones de forte pente.

#### DISCUSSION

À l'échelle d'un peuplement forestier, la propagation végétative assurée par marcottage se présente comme le mode privilégié de multiplication de *Merremia peltata*. Ce procédé majeur était passé inaperçu des forestiers locaux dans la mesure où ces rameaux courant en surface du sol, sous la litière, ne gênent pas leur progression et ne sollicitent donc pas leur attention, la partie la plus visible de l'extension spatiale de la liane étant elle-même positionnée en canopée. La première hypothèse sous-tendant notre travail est donc réfutée. À des échelles spatiales plus larges, il faut en revanche supposer que la dispersion sur de grandes distances est assurée par le transport de graines. C'est probablement ainsi que les sites nouvellement ouverts sont colonisés par cette liane quand ils ne le sont pas depuis des bordures déjà enliantées.

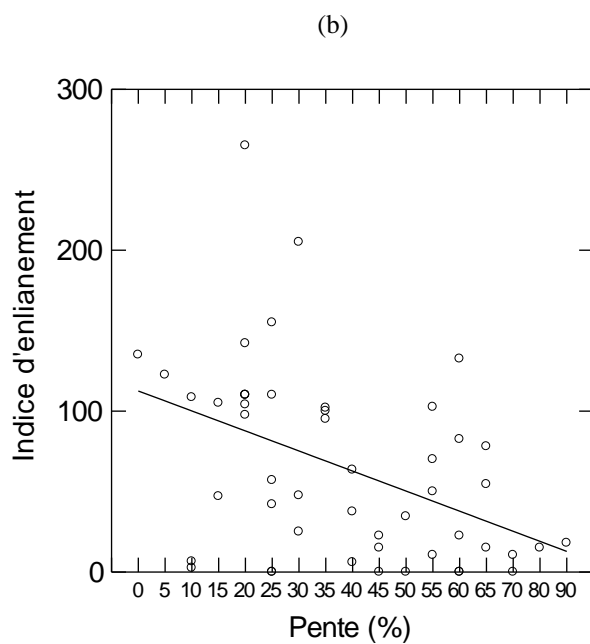
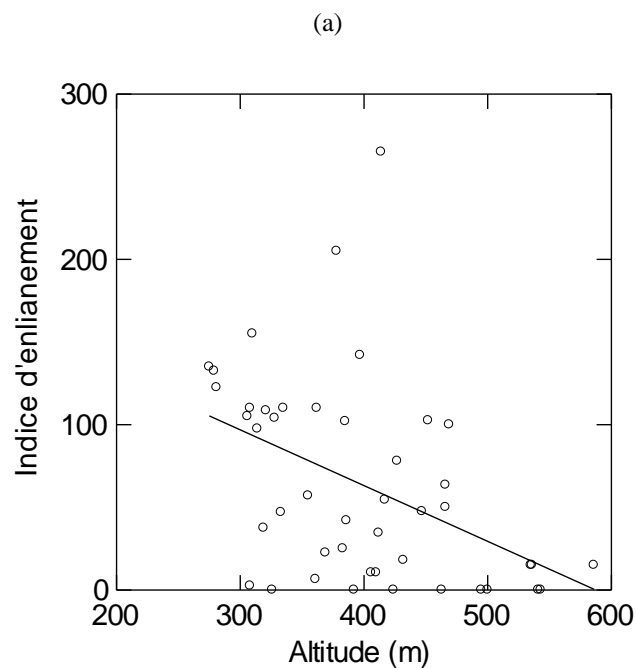


Figure 5.— Variation de l'indice d'enlèvement à *Merremia peltata* avec (a) l'altitude ( $r = -0,439$ ,  $P < 0,05$ ) et (b) la pente exprimée en pourcentage ( $r = -0,392$ ,  $P < 0,05$ ).

Les parcours de *Merremia peltata* au sol sont difficiles à interpréter, se déroulant parfois de manière remarquablement rectiligne sur plusieurs mètres, mais parfois aussi curviligne, voire coudée, comme façonnés par la distribution spatiale et l'éloignement des supports potentiels, et selon des mécanismes qui restent encore incompris (Tronchet, 1977). Pour un même individu, le



réseau de rameaux courant au sol est de l'ordre de plusieurs dizaines de mètres, peut-être parfois davantage.

De nos observations mettant en évidence une forte présence de *M. peltata* en surface du sol, avec une densité linéaire de points d'interception au sol de la liane représentée par une moyenne de 1,9 points d'interception par mètre linéaire, il faut conclure qu'à la biomasse aérienne en canopée de cette liane s'adjoint au sol un lacs de rameaux permettant de prospecter de nouveaux supports et d'étendre plus encore la végétation forestière investie. Ces rameaux rampants émettent des feuilles juvéniles qui, sans avenir ni fonction en sous-bois peu éclairé, disparaissent. Il est vraisemblable qu'en raison de la forte densité de points de marcottage observés au sol, ceux-ci assurent un rôle clé dans l'alimentation hydrique de la liane et permettent d'accroître la surface de prospection de l'enracinement.

La liane étudiée paraît indifférente au type de support végétal rencontré dès lors qu'il présente une architecture suffisamment rigide. C'est sans doute ce qui explique les rares présences de *M. peltata* sur *Lantana camara* L. Nous présumons que la liste d'espèces hôtes est peu différente d'une liste des espèces ligneuses les plus communes que nous aurions établie dans le Bénara, liste qui aurait exigé la conduite d'une étude complémentaire que nous n'étions cependant pas en mesure de réaliser. Nous n'avons notamment aucun doute sur le fait que si le barabahi blanc (*G. myrianthea*) est l'espèce la plus fréquemment enliannée, c'est aussi parce que c'est l'essence forestière la plus abondante dans le Bénara (Pascal, 1997).

L'enliancement préférentiel observé sur les jeunes tiges de faible diamètre est conforme aux observations réalisées sur les lianes en forêt tropicale, par exemple à Panama (Putz, 1984). Notre étude conforte la tendance générale selon laquelle les lianes sont plus abondantes dans les forêts secondaires que dans les forêts anciennes (Schnitzer et Bongers, 2002). Nos résultats valident donc notre seconde hypothèse de départ selon laquelle l'enliancement est favorisé par les défrichements anciens, auxquels a succédé une forêt secondaire présentant une densité élevée de tiges de faible diamètre. Ce point est en outre corroboré par les éléments fournis par des informateurs locaux, validant la présence de défrichements anciens à proximité des zones les plus fortement colonisées par *M. peltata*. Toutefois, la capacité d'enroulement de *M. peltata* n'en reste pas moins élevée puisque par exemple, *Mikania micrantha* ne parvient pas à s'enrouler sur des supports d'un diamètre supérieur à 6,6 cm (Hu & Li, 2014).

Comme nous l'avions pressenti, et conformément aux conclusions de Caballé (1984a,b) en général, l'hétérogénéité verticale du couvert joue à Mayotte un rôle déterminant dans l'enliancement des peuplements forestiers par *M. peltata*. Nous pouvons dès lors envisager que les analyses par télédétection de l'hétérogénéité verticale du couvert sont à même de fournir des indicateurs satisfaisants pour prédire la progression de l'enliancement.

Il n'existe pas de relation causale manifeste entre l'altitude et le niveau d'enliancement de la placette par *M. peltata*. On observe certes une corrélation négative significative, non négligeable, entre ces deux variables ( $n = 35$ , coefficient de corrélation linéaire de Pearson  $r = -0,439$ ,  $P < 0,05$ ), mais il faut y voir une tendance générale et indirecte que l'on ne saurait traduire en facteur de priorisation des risques d'invasion ou des éléments de décision d'intervention, et qui reste sans doute davantage liée à un gradient altitudinal relevant d'autres facteurs (Fig. 5a). Tout au plus faut-il ainsi observer que les sites les plus en altitude se sont révélés plutôt peu enliannés (notamment au-delà de 500 m), mais le facteur altitude se confond en réalité avec d'autres facteurs davantage déterminants, tels l'histoire de la mise en valeur et le profil de pentes, et donc également la structure des peuplements.

Mais la pente constitue également l'un des facteurs clés de l'enliancement à *M. peltata*, conformément à notre quatrième hypothèse. Dans les placettes dont la pente est comprise entre 55 et 65 %, le taux moyen d'effondrement de la canopée est de 75 %. Les observations complémentaires réalisées sur le terrain montrent que c'est typiquement dans des pentes comprises entre 45 et 65 % que l'on observe les zones d'effondrement de la canopée les plus vastes (Tassin,

2014). Il est vraisemblable que cela soit à mettre en relation avec des jeux de traction exercés par les lianes depuis le sol, dont l'effet varierait avec la pente et serait maximisé lorsque cette dernière est comprise dans ce même intervalle (Tassin, 2014). Ces forces de traction restent peu évaluables tant le réseau de lianes en place sur la canopée et au sol est complexe, mais il est certain que le très fort coefficient d'effilement des tiges, presque voisin de 1 entre le sol et une hauteur de 1,30 m, et permettant donc à la liane de maintenir un diamètre de tige élevé en hauteur, contribue à maximiser de telles forces.

En revanche, l'altitude ne représente pas un facteur direct d'enlèvement : c'est la complexité de la structure verticale des peuplements qui explique le moindre enlèvement en altitude, notamment dans les peuplements de crête. On peut en revanche considérer que, comme le relevait également Caballé (1996), la progression spatiale des lianes s'effectue toujours, le long d'un gradient topographique, depuis le bas vers le haut. Une telle considération est à prendre en compte dans la priorisation des sites où des opérations de délianage sont envisagées.

## CONCLUSION

L'enlèvement des écosystèmes forestiers du Bénara par *Merremia peltata* est facilité par des facteurs tant biologiques que structuraux. La grande aptitude de cette liane à s'étendre par propagation végétative, de même que la forte invasibilité des forêts secondaires, très présentes à Mayotte, permet d'expliquer la situation observée, marquée dans la région du Bénara par des zones très fortement enlignées.

Se pose dès lors une question cruciale qui se rattache à l'observation des habitats forestiers parfois effondrés sous son impact : les faciès observés sont-ils ou non réversibles et la forêt peut-elle recoloniser de tels espaces ? Il serait aussi hasardeux de prétendre que les faciès d'effondrement sont irréversibles, que de prétendre l'inverse. Il importe donc de considérer le phénomène d'effondrement avec toute l'attention qu'une telle menace sur le devenir des forêts mahoraises requiert, tout au moins dans les zones où cette liane est présente. De ce type de situation ne peuvent en effet émerger que des écosystèmes inédits mêlés d'essences allogènes et qui, quand bien même ils assureraient les services environnementaux qu'on peut en espérer, n'auront qu'une très faible valeur patrimoniale. La mise en place d'un programme de lutte priorisant les sites les plus sensibles et les plus précieux s'avère indispensable. Parallèlement, il serait judicieux d'installer un dispositif de placettes permanentes et semi-permanentes permettant de suivre (i) l'évolution du recouvrement de *Merremia peltata* et des dégâts forestiers induits au sein des parcelles partiellement enlignées, mais aussi (ii) la dynamique floristique de sites où la canopée forestière s'est totalement effondrée sous l'effet de la liane.

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée à la faveur d'un financement de la DEAL et de l'ONF à Mayotte. Nous remercions Laurent Mercy (ONF) et Daniel Lesur (DARTM/SRF CG 976) pour avoir facilité l'organisation des déplacements sur le terrain. Nous remercions également Onkacha Radjabou et Houbiat Attoumane (ONF), Naïlane Attibou et Chanrani Soidri (DARTM/SRF CG 976) pour leur aide dans la réalisation des relevés de végétation.

## RÉFÉRENCES

- ASNER, G.P. & MARTIN, R.E. (2012).— Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecol. Lett.*, 15: 1001-1007.
- ATTIBOU, N.-A. & LESUR, D. (2014).— *Rapport d'évaluation du projet « Lutte contre Merremia peltata et préservation de la biodiversité forestière de Mayotte »*. Département de Mayotte, Conseil Général de Mayotte.
- AVERILL, K.M., DiTOMMASO, A., MOHLER, C.L. & MILBRATH L.R. (2010).— Establishment of the invasive perennial *Vincetoxicum rossicum* across a disturbance gradient in New York State, USA. *Plant Ecol.*, 211: 65-77.

- BAARS, R.E., KELLY, D.A. & SPARROW A.D. (1998).— Liana distribution within native forest remnants in two regions of the South Island, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.*, 22: 71-85.
- BLANFORT, V. (2004).— *Gestion des plantes envahissantes. Essais de contrôle de deux plantes envahissantes Passiflora suberosa et Malaisia scandens dans la forêt sèche de Tiéa, Pouembout*. Rapport n°05/2004.
- CABALLÉ, G. (1984a).— Essai sur la dynamique des peuplements des lianes ligneuses d'une forêt du Nord-Est du Gabon. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39: 3-35.
- CABALLÉ, G. (1984b).— *Sur la biologie des lianes ligneuses en forêt gabonaise*. Thèse de doctorat d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.
- CABALLÉ, G. (1996).— *Les lianes et les forêts de Mayotte*. Rapport de mission CTM/DAF/SEF-USTL Montpellier.
- CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE MASCARIN (BOULLET V. coord.) (2011).— *Index de la flore vasculaire de Mayotte (Trachéophytes) : statuts, menaces et protections*. - Version 2013.2 (mise à jour du 26 juin 2013). Conservatoire Botanique National de Mascarin, Antenne de Mayotte - Coconi - Disponible à <http://floremaore.cbnm.org>.
- DUPUY, S., LAINÉ, G., TASSIN, J. & SARRAILH, J.-M. (2013).— Characterization of the horizontal structure of the tropical forest canopy using object-based LiDAR and multispectral image analysis. *Int. J. Appl. Earth Obs.*, 25: 76-86.
- FLEISCHMANN, K. (1997).— Invasion of alien woody plants on the islands of Mahé and Silhouette, Seychelles. *J. Veg. Sci.*, 8: 5-12.
- FRIDAY, J.B., SCOWCROFT, P.G. & ARES, A. (2008).— Responses of native and invasive plant species to selective logging in an *Acacia koa*-*Metrosideros polymorpha* forest in Hawai'i. *Appl. Veget. Sci.*, 11: 471-482.
- GERLACH, J. (1994).— Native or introduced plants? *Phelsuma*, 4: 70-74.
- GERWING, J.J., SCHNITZER, S.A., BURNHAU, R.J., BONGERS, F., CHAVE, J., DEWALT, S.J., EWANGO, C.E.N., FOSTER, R., KENFACK, D., MARTINEZ-RAMOS, M., PARREN, M., PARTHASARATHY, N., PEREZ-SALICRUP, D.R., PUTZ, F.E. & THOMAS, D.W. (2006).— A standard protocol for liana censuses. *Biotropica*, 38: 256-261.
- HLADIK, A. (1974).— Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du nord-est du Gabon. *CR Acad. Sci. D*, 278: 2527-2530.
- HU, L. & LI, M. (2014).— Climbing capacity of the invasive vine *Mikania micrantha* Kunth on vertical artificial poles. *Biol. Invasions*, 16: 295-302.
- KUEFFER, C., VOS, P., LAVERGNE, C. & MAUREMOOTO, J. (2004).— Woody invasive species: a regional assessment. In: *Forest genetic resources*. No. 31. Rome, Food and Agriculture Organisation of the United Nations.
- KULL, C.A., TASSIN J., RAMBELOARISOA, G. & SARRAILH, J.-M. (2008).— Invasive Australian acacias on western Indian Ocean islands: a historical and ecological perspective. *Afr. J. Ecol.*, 46: 684-689.
- OSUNKOYA, O.O., BOYNE, R. & SCHARASCHKIN, T. (2014).— Coordination and plasticity in leaf anatomical traits of invasive and native vine species. *Am. J. Bot.*, 101: 1423-1436.
- PASCAL, O. (1997).— *La végétation naturelle à Mayotte, études quantitatives et qualitatives*. Rapport interne CTM/DAF/SEF.
- PASCAL, O. (2002). — *Plantes et forêts de Mayotte*. MNHN/Inst. Ecol. Gest. Biodiv./ Service du Patrimoine Naturel, 53.
- PHILLIPS, O.L., VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R., MONTEAGUDO MENDOZA, A., BAKER, T.R. & NÚÑEZ VARGAS, P. (2005).— Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, 86: 1250-1258.
- PRODON, R. & LEBRETON, J.-D. (1981).— Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork series in the eastern Pyrenees, I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- PUTZ, F.E. (1984).— The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 65: 1713-1724.
- SCHNITZER, S.A. & BONGERS, F. (2002).— The ecology of lianas and their role in forests. *TREE*, 17: 223-230.
- SCHNITZER, S.A. & BONGERS, F. (2005).— Lianas and gap-phase regeneration: implications for forest dynamics and forest diversity. Pp 59-72 in: F. Bongers, M.P.E. Parren & D. Traoré (eds). *Forest climbing plants of West Africa: diversity, ecology and management*. CABI Publishing.
- SCHNITZER, S.A. & BONGERS, F. (2011).— Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecol. Lett.*, 14, 397-406.
- SILLIMAN, B.R. & BERTNESS, M.D. (2004).— Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes. *Conserv. Biol.*, 18: 1424-1434.
- TASSIN, J. (2014).— *Réalisation d'une étude sur une liane potentiellement envahissante à Mayotte, Merremia peltata : rapport de mission*. CIRAD/ONF/DEAL, Montpellier.
- TRONCHET, A. (1977).— *La sensibilité des plantes*. Paris, Masson.
- VALERY, L., FRITZ, H., LEFEUVRE, J.-C. & SIMBERLOFF, D. (2008).— In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasions*, 10: 1345-1351.
- VALERY L., FRITZ H., LEFEUVRE J.-C. & SIMBERLOFF D. (2009).— Invasive species can also be native. *TREE*, 24: 585.
- VAN DER HEIJDEN, G.M.F. & PHILLIPS, O.L. (2008).— What controls liana success in Neotropical forests? *Global Ecol. Biogeogr.*, 17: 372-383.
- West, N.M., Gibson, D.J. & Minchin, P.R. (2010).— Microhabitat analysis of the invasive exotic liana *Lonicera japonica* Thunb. *J. Torrey Bot. Soc.*, 137: 380-390.